

LE DINOFLAGELLÉ *GYRODINIUM* CF. *AUREOLUM* DANS LE PLANCTON DE L'ATLANTIQUE NORD : IDENTIFICATION, ÉCOLOGIE, TOXICITÉ*

F. PARTENSKY** et A. SOURNIA**

RÉSUMÉ. — L'apparition, présumée récente, et le développement massif du Dinoflagellé planctonique *Gyrodinium* cf. *aureolum* Hulburt dans les mers côtières de l'Atlantique nord-est pose divers problèmes de taxinomie, de biogéographie et d'écologie; les «eaux colorées» produites par cette algue unicellulaire sont nocives, sinon toxiques, pour la faune marine. Une mise au point biogéographique est ici présentée et assortie de quelques observations personnelles.

SUMMARY. — Since its relatively recent description by HULBURT (1957) on the eastern coast of the U.S.A., the marine planktonic dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* has received increasing interest. It is known as widespread over the continental seas of the N.E. Atlantic Ocean where it can cover extensive areas and cause damage to natural marine life as well as the shellfish industry. Taxonomically, some ten species described from other areas of the world, including two Japanese taxa, share some morphological similarities. More samples and more cultures from different localities should be compared on a common background if the problem of species identification is to be solved. For this purpose, a check-list of cytological characteristics is proposed. The ecology of *G. aureolum* «sensu lato» seems to differ from one side of the Atlantic Ocean to the other. Its distribution in European waters is discussed with particular reference to hydrographical fronts. Natural and experimental effects on marine invertebrates and fishes are reviewed. Although toxicity is commonly reported, no toxin has been identified so far. On the other hand, the significance of open-sea occurring blooms as a potential food in the pelagic web is poorly documented. Some biochemical and physiological peculiarities of *G. aureolum* are reviewed and some original observations on the division cycle are presented.

MOTS CLÉS : Phytoplancton, Dinoflagellé, *Gyrodinium aureolum*, eaux colorées.

Le Dinoflagellé *Gyrodinium aureolum*, décrit pour la première fois il y a quelque trente ans (HULBURT, 1957), est devenu récemment l'une des espèces les plus célèbres du phytoplancton marin. Découvert par Hulburt sur le littoral

* Communication présentée au Colloque de la Société Phycologique de France à Caen (25-27 avril 1986), en hommage à Madame le Professeur P. GAYRAL.

** Station Biologique, 29211 Roscoff (France).

du Massachusetts parmi d'autres Dinoflagellés « nus » d'apparence anodine, il a été identifié, en 1966, comme le responsable d'un phénomène « d'eau colorée » de grande ampleur apparu sur la côte de Norvège (BRAARUD & HEIMDAL, 1970). De nombreux cas analogues ont été signalés depuis dans les mers côtières du nord de l'Europe; ces « eaux colorées » surviennent périodiquement sur de vastes étendues et se sont révélées nocives pour la faune naturelle et pour les élevages marins.

Les problèmes posés sont divers. Cette espèce a-t-elle pu rester aussi longtemps inaperçue dans nos mers et, si oui, quel facteur a-t-il récemment favorisé son développement ? Sinon, est-elle originaire d'une autre région, et comment a-t-elle été introduite ? Que penser des deux espèces, morphologiquement très voisines, connues au Japon ? Quels sont les mécanismes océanographiques qui permettent ces explosions démographiques que constituent les « eaux colorées » ? A l'instar d'autres Dinoflagellés, celui-ci est-il producteur de toxines, ou bien ses effets néfastes sont-ils indirects ?

Nous présentons ici une tentative de synthèse bibliographique sur ces différentes questions, en complément à celle de TANGEN (1977), et nous y ajoutons quelques observations inédites.

MORPHOLOGIE ET IDENTIFICATION TAXINOMIQUE

Le problème de l'identité taxinomique de cet organisme a été précédemment discuté par TANGEN (1977) et, tout récemment, par TAYLOR (1985). La présente mise au point va montrer, en rassemblant quelques données additionnelles, que ce problème est réellement complexe et qu'il ne peut être tranché actuellement.

Se pose, tout d'abord, la question du nom de genre : *Gyrodinium* ou *Gymnodinium* ? Le degré de déplacement du cingulum se situe ici exactement à la démarcation assignée entre les deux genres : le 1/5ème de la longueur de la cellule (cf. SOURNIA, 1986). Puisque cette démarcation est arbitraire, que l'évaluation de ce rapport est approximative et qu'une certaine variabilité intraspécifique est habituelle, le nom générique ne peut être décidé que par convention ou par subjectivité; c'est ainsi que nous retenons ici celui de *Gyrodinium*. Une révision générale serait bien sûr souhaitable, comme le soulignent TAYLOR (1985) et STEIDINGER & TANGEN (1985); notons que, dans l'histoire de la classification des Dinoflagellés, des cas analogues se sont présentés et ont été tranchés : *Phalacroma* et *Dinophysis*, *Exuviaella* et *Prorocentrum*, etc.

Un nom d'espèce prévaut aujourd'hui dans la littérature européenne et nord-américaine : *G. aureolum* Hulburt (Fig. 1-2). La diagnose de ce taxon est reproduite ci-dessous :

« Body essentially globular, its dorsi-ventral outline either somewhat ellipsoidal or somewhat fusiform, slightly dorsi-ventrally flattened, with subequal epicone and hypocone. Length 27-34 μm , width 17-32 μm . Epicone hemispherical to broadly conical, sometimes slightly truncate. Hypocone similar, but usually distinctly truncate, with antapex faintly

indented at times. Girdle wide, moderately deep, displaced 0.20 body length. Sulcus reaching from just behind apex all the way to antapex, with slight, left deflecting in girdle region, rather narrow on epicone, wide on hypocone. Anterior flagellar chamber a posteriorly pointed, finger-shaped cavity; posterior flagellar chamber an underhollowing of left sulcal margin opposite right girdle limb. Anterior flagellum completely encircling body; posterior flagellum very long, up to two body lengths.

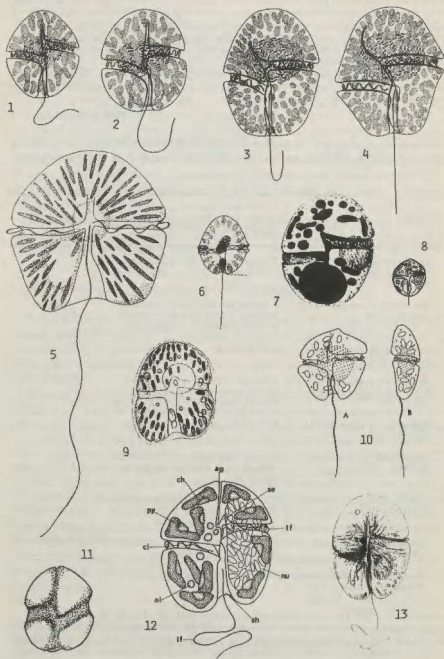
Numerous yellow-brown chromatophores present, elliptical in shape, usually arranged in a somewhat radiating manner. Nucleus spherical or wider than long, with elongate chromatin corpuscles».

(HULBURT, 1957)

De telles cellules, par rapport à l'ensemble du phytoplancton, sont d'étude particulièrement délicate : petite taille, absence d'une thèque rigide permettant

Espèce	Différence avec <i>G. aureolum</i> (les autres caractères sont identiques ou prêtent à confusion)	Production d'eaux colorées*
<i>Gymnodinium flavum</i> Kofoid & Swezy, 1921, nec alii	Plastes : 2-20 ou plus; bioluminescence ? L = 26-35 µm	+
<i>Spirodinium aureum</i> Conrad, 1926	Plastes en lanières; cingulum étroit, très déplacé; contour plutôt ovoïde; L = 30-42 µm	-
<i>Gymnodinium gelbum</i> Kofoid, 1931	L = 48-50 µm	-
<i>Gymnodinium mikimotoi</i> Miyake & Kominami ex Oda, 1935	Plastes : 10-20 ou plus; net aplatissement dorsi-ventral; bioluminescence ? L = 28-32 µm	+
<i>Gymnodinium schaefferi</i> Morris, 1937	L = 20-30 µm	+
<i>Gyrodinium resplendens</i> Hulburt, 1957	Sulcus oblique dans l'épicône; contour sub-trapézoïdal; L = 36-62 µm	-
<i>Gymnodinium galatheanum</i> Braarud, 1957	Thèque encore rigide après fixation au formol; plastes arrondis; L = 14-17 µm	+
<i>Gymnodinium chukwanii</i> Ballantine, 1961	Plastes "dark-brown"; habitat benthique; L = 12-30 µm	-
<i>Gymnodinium nagasakiense</i> Takayama & Adachi, 1984 incl. "Type 65" et <i>Gymnodinium nagasaki</i>	Plastes étirés et incurvés; L = 18-37 µm	+

Tableau I — Espèces voisines de *Gyrodinium aureolum* Hulburt (voir texte). L = longueur antéro-postérieure.



fixation et préservation, absence de critères (quantitatifs ou qualitatifs) tranchés, variabilité individuelle non définie; de plus, tous les auteurs ne s'attachent pas aux mêmes détails cytologiques, ou bien ne les observent pas de la même manière, ce qui rend souvent les comparaisons hasardeuses. On ne s'étonnera donc pas que, soit avant, soit après HULBURT (1957), plusieurs autres «espèces» aient été proposées. Le tableau I rassemble, dans l'ordre chronologique des publications, les taxons les plus voisins de *G. aureolum* : certaines espèces en sont manifestement distinctes, mais des confusions ont été et demeurent possibles; d'autres en sont suffisamment proches pour qu'une synonymie ait été envisagée. Les illustrations correspondantes sont reproduites sur les figures 3-13 : notons que 5 de ces espèces sont responsables de phénomènes «d'eaux colorées», mais que *G. aureolum* ne fut pas mentionnée comme telle, à l'origine, par son auteur.

Plusieurs autres Gymnodiaceés entretiennent quelque ressemblance avec *G. aureolum*. Pour éviter toute ambiguïté, précisons que nous les écartons de la présente étude. Il s'agit de *Gymnodinium veneficum* Ballantine et *G. vitiligo* Ballantine, *Gyrodinium estuariale* Hulburt, *G. glabrum* Hulburt et *G. mundulum* Campbell, enfin du «*Gyronidium* sp.-A» de BJØRNLAND & TANGEN (1979), assimilé ensuite par PAASCHE et al. (1984) au *Gymnodinium galatheanum* Braarud. Citons enfin deux taxons introduits par CONRAD & KUFFERATH (1954) : *Amphidinium mammillatum* et *Gymnodinium splendens* f. *dextroryum*, dont les diagnoses semblent trop incertaines pour être prises en compte dans les synonymies.

Il devient donc urgent d'étudier, sur des bases communes, l'ensemble du spectre des «espèces» recensées et, le cas échéant, de leur diverses souches; la recherche de nouveaux échantillons originaires de la localité-type ne doit pas être négligée et la variabilité des caractères, chez un taxon ou un isolat donné, est à prendre en considération. Quant aux caractères eux-mêmes, en l'état actuel des connaissances, il semble requis d'examiner l'ensemble des points suivants (pour la plupart d'entre eux sur du matériel vivant) :

- contour cellulaire en vue ventrale, forme générale, rapport longueur/largeur;
- contour cellulaire en vue latérale ou apicale ou antapicale, montrant le degré d'aplatissement dorso-ventral;
- déplacement du cingulum (mesuré, par exemple, du bord antérieur gauche au bord antérieur droit) par rapport à la longueur antéro-postérieure totale;

Fig. 1-13 — *Gyrodinium aureolum* et les espèces les plus voisines. 1-2 : *G. aureolum* (in HULBURT, 1957). 3-4 : *G. resplendens* (in HULBURT, 1957). 5 : *Gymnodinium chukwanii* (in BALLANTINE, 1961). 6 : *Gymnodinium schaefferi* (in MORRIS, 1937). 7-8 : *Gymnodinium flavum* (in KOFOID & SWEZY, 1921). 9 : *Gymnodinium gelbum* (in KOFOID, 1931). 10a-b : *Gymnodinium mikimotoi* (in ADACHI & IRIE, 1981). 11 : *Gymnodinium galatheanum* (in BRAARUD, 1957). 12 : *Gymnodinium nagasakiense* (in TAKAYAMA & ADACHI, 1984); ag : gouttière apicale; ch : chloroplaste; ci : cingulum; lf : flagelle sulcal; nu : noyau; oi : inclusion lipidique; py : pyrène; se : sulcus dans l'épicône; sh : sulcus dans l'hypocône; tf : flagelle cingulaire. 13 : *Spirodinium aureum* (in CONRAD, 1926).

- forme et emplacement du noyau (Hulburt le montre en position centrale, mais ceci n'est pas général);
- forme, taille, couleur et nombre des chloroplastes;
- indentation du sulcus dans l'épithèque et son éventuelle prolongation en une acrobase (ces deux éléments sont dits indépendants par TAKAYAMA, 1981);
- inclusion colorée autre que le chloroplaste; présence ou absence d'un stigma, de trichocystes;
- bioluminescence (cf. ODA, 1935; KOFOID & SWEZY, 1921);
- excroissance des lobes antérieur droit et postérieur gauche en vue ventrale (BALLANTINE & SMITH, 1973);
- striation superficielle de la thèque après plasmolyse (CONRAD, 1926);
- formation de kystes gélatineux (CONRAD, 1926).

L'insertion des deux flagelles, bien que détaillée par HULBURT (1957) en microscopie optique, relève plutôt de la microscopie à balayage.

En cas de doute (c'est-à-dire : si l'on ne dispose pas de suffisamment de critères pour affirmer qu'il s'agit de l'espèce *aureolum* plutôt que d'une autre), il semble préférable d'écrire : *Gyrodinium* cf. *aureolum* Hulburt – comme nous le faisons dans le titre du présent travail.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE MONDIALE

La figure 14 montre la répartition de *G. aureolum* dans l'Atlantique nord. Il n'existe que des données fragmentaires sur la distribution de ce Dinoflagellé le long de la côte est des États-Unis : en plus de la description initiale de *G. aureolum* par HULBURT (1957) dans la région de Woods Hole (41° 30' N), CAMPBELL (1973) décrit cette espèce dans un estuaire (Gales Creek, 34° 30' N), MARSHALL (1980) note sa présence au sud de la baie de Chesapeake (37° N), et CHANG & CARPENTER (1985) étudient une « eau brune » à *G. aureolum* à l'embouchure de la rivière Carman, au sud de Long Island (41° N). La seule mention de *G. aureolum* dans l'hémisphère Sud est due à ROSA & BUSELATO (1981), qui ont observé un développement massif de cette espèce, accompagné de mortalité d'organismes marins, le long de la côte sud du Rio Grande do Sul, au Brésil (30° S). L'espèce n'ayant jamais été reportée dans les autres océans, nous détaillerons maintenant la région où elle abonde : l'Atlantique nord-est.

Les quelques données concernant la présence de *G. aureolum* dans les eaux du large, en particulier au sud et au sud-ouest de l'Islande, ont été obtenues grâce au « Plankton Recorder » (A.W.G. John, comm. pers.). Ce système n'étant pas approprié à l'échantillonnage d'espèces aussi fragiles, ces données ne sont qu'indicatives.

La distribution de *G. aureolum* sur les côtes européennes est assez bien connue, du fait que cette espèce est régulièrement impliquée dans des phénomènes « d'eaux colorées » (Fig. 15). *G. aureolum* a été signalé dans des zones

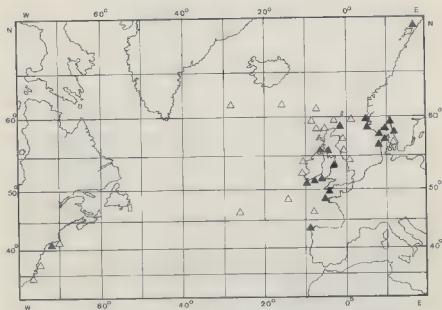


Fig. 14 — Répartition de *Gyrodinium cf. aureolum* dans l'Atlantique Nord. Triangles blancs : concentrations $< 10^6$ cellules/litre; triangles noirs : concentrations $> 10^6$ cell./l («eaux colorées»).

climatiquement aussi distinctes que l'île de Senja (70°N) en Norvège (TANGEN, 1982a), et la côte nord-ouest d'Espagne (BLANCO, 1984). De plus, TANGEN & BJØRNLAND (1981) rapportent que cette algue aurait provoqué des mortalités de poissons dans les eaux grecques. La répartition de *G. aureolum* autour de la Grande-Bretagne a été étudiée par HOLLIGAN et al. (1980) au cours d'une campagne effectuée en juillet 1977; ces résultats ont été repris et complétés par DODGE (1981). Lors d'une campagne plus récente, en juillet-août 1985, P.M. Holligan (comm. pers.) a pu obtenir quelques données supplémentaires : elles confirment la présence bien établie de *G. aureolum* dans la partie ouest de la Manche, dans la mer Celtique et l'entrée de la mer d'Irlande, ainsi qu'au nord de l'Irlande et entre la côte nord de l'Écosse et les îles Shetland. Dans le nord et l'est de la mer du Nord, l'apparition de ce Dinoflagellé dans les échantillons semble beaucoup plus irrégulière, et les concentrations cellulaires enregistrées par les auteurs cités ont toujours été faibles ($< 10^3$ cellules par litre). La campagne entreprise par JENKINSON & CONNORS (1980) au large des côtes sud-ouest de l'Irlande en août 1979, afin d'étudier l'extension d'une «eau colorée» à *G. aureolum* apparue quelques semaines plus tôt, permet de compléter les données de Holligan; ces auteurs ont trouvé des cellules de *G. aureolum*

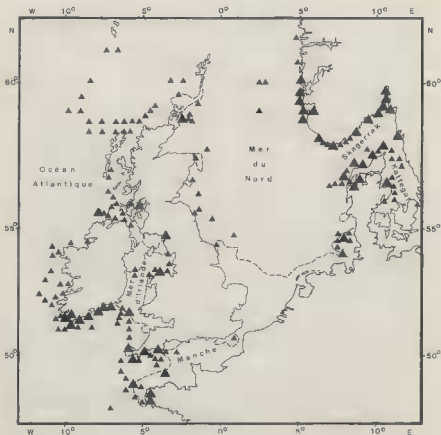


Fig. 15 — Répartition de *Gyrodinium cf. aureolum* dans les mers d'Europe du Nord. Toutes les références citées dans le présent travail sont ici recensées, notamment la couverture extensive réalisée par DODGE (1981) autour des îles Britanniques et les récoltes de HANSEN et al., 1969 («*Gymnodinium breve forma*») et de HICKEL et al., 1971 («*Gymnodinium sp.*»); pour ces deux synonymies, voir TANGEN (1977).

Petits triangles : conc. $< 10^6$ cell./l.

Gros triangles : conc. $> 10^6$ cell./l («eaux colorées»).

Tiré : Position moyenne des fronts de marée selon PINGREE & GRIFFITHS (1978).

dans leurs échantillons jusqu'au niveau de la Baie de Donegal, limite nord de leur expédition, mais à une concentration très faible (< 100 cell./l).

Tous les autres points de la fig. 15 correspondent à des zones où *G. aureolum* est apparu avec des concentrations «d'eaux colorées». Ce Dinoflagellé est très largement répandu dans toute la partie est et sud-est de la mer du Nord, le long

des côtes d'Allemagne, du Danemark, de Suède et de Norvège. Il existe malheureusement très peu de données concernant la présence ou l'absence de *G. aureolum* dans les zones centrales et méridionales de la mer du Nord, notamment le long du front de marée qui, selon PINGREE et GRIFFITHS (1978) serait parallèle à la côte nord des Pays-Bas.

RÉPARTITION ÉCOLOGIQUE

Les données actuellement disponibles, sous réserve de l'incertitude liée aux problèmes d'identification (voir plus haut), permettent néanmoins de définir certaines caractéristiques de la répartition écologique de *G. aureolum*. Sur la côte est d'Amérique du Nord, ce Dinoflagellé semble adapté à un écosystème de type estuarien. CHANG & CARPENTER (1985) ont observé la présence de cette espèce, de juin à octobre, dans des eaux peu profondes (1 à 2 m), de salinité variant entre 0 et 22 ‰; ils ont remarqué que, si les valeurs extrêmes de salinité correspondaient aux plus faibles densités pendant la floraison estivale, il n'y avait pas de corrélation précise entre salinité et concentration cellulaire entre ces limites. La densité algale était liée, par contre, à la température de l'eau, puisque «l'eau colorée» est apparue lorsque la température a dépassé 25°C, et a disparu lorsqu'elle est retombée en dessous de 16°C; de plus, les auteurs ont noté que *G. aureolum* n'apparaissait plus dans leurs prélèvements lorsque la température était inférieure à 10°C. CAMPBELL (1973) décrit également *G. aureolum* comme une espèce d'estuaire, polyhaline (18-24 ‰), mais dont la période d'apparition serait limitée au printemps.

Ce type de répartition écologique est assez différent de celui que présente l'espèce décrite comme *G. aureolum* dans la région nord-est Atlantique. Si ce Dinoflagellé est essentiellement néritique, comme le montre sa large distribution dans les mers épicontinentales nord-européennes, sa présence en zone d'estuaire apparaît accidentelle; à titre d'exemple, l'apparition d'une «eau brune» dans le «Firth of Clyde» (Écosse) en septembre 1980 (JONES et al., 1982) a été attribuée par ces auteurs au transport d'une population de *G. aureolum* depuis l'entrée de l'estuaire jusqu'à la région du «bloom», et non à la floraison massive d'une population présente à cet endroit. Si l'on compare la carte de distribution de *G. aureolum* à la répartition des zones de front de marée dans les mers d'Europe du Nord (Fig. 15), on remarque que ce Dinoflagellé est systématiquement absent dans les zones d'eau mélangée, en particulier dans la Manche et la mer d'Irlande, mais qu'il est souvent présent au niveau des zones frontales ou à proximité, du côté stratifié du front. Dans la partie occidentale de son aire de répartition, *G. aureolum* se rencontre en général dans des eaux de salinité 30 à 36 ‰, pour les zones côtières (BALLANTINE & SMITH, 1973), et de l'ordre de 34 à 36 ‰ dans les zones situées plus au large. La température de l'eau, dans les zones où *G. aureolum* a été échantillonné, varie de 10 à 20°C en surface (selon la période de l'année), et peut descendre à 6°C au niveau de la thermocline (HOLLIGAN 1985); cependant RODEN et al. (1981) ont observé que, lors d'un «bloom», les populations de *G. aureolum* se concentraient dans les eaux de température

élevée ($> 13^{\circ}\text{C}$) et semblaient éviter les eaux plus froides ($< 11^{\circ}\text{C}$). LE CORRE & BIRRIEN (1985) ont remarqué que les premières cellules de *G. aureolum* apparaissaient dans les eaux côtières de la mer d'Iroise à partir du mois de février ($< 10^3$ cellules par litre) et dans la baie de Douarnenez (Bretagne ouest) à partir du mois de mai.

Dans la zone scandinave, la salinité varie graduellement de 33 ‰, pour les eaux de la mer du Nord, à 25 ‰ pour les eaux du Nord-Kattegat (SVANSSON, 1975). Notons que *G. aureolum* a été signalé, en octobre 1981, au sud du Kattegat, dans des eaux de salinité inférieure à 15 ‰ (EDLER et al., 1982, AERTEBJERG & BORUM, 1984).

La présence de *G. aureolum* dans des zones situées très au large des côtes (Fig. 14) semble montrer que ce Dinoflagellé est également capable de survivre dans un écosystème purement océanique.

BIOGÉOGRAPHIE

La première mention de *G. aureolum* dans les mers d'Europe du nord est due à BRAARUD & HEIMDAL (1970) qui rapportaient une «eau brune» apparue sur les côtes de Norvège en octobre 1966. En Manche ouest, la présence de cette espèce n'a été décelée que depuis 1968 (G.T. Boalch comm. pers.); des suivis réguliers de la flore phytoplanctonique ayant été menés dans cette zone de 1964 à 1974 (MADDOCK et al., 1981), il semble que ce Dinoflagellé soit bien une espèce nouvelle dans cette aire géographique. Bien que le courant résiduel de surface dans la Manche et le sud-ouest de la mer du Nord soit orienté de l'Ouest vers l'Est, un ensemencement de *G. aureolum* dans la Manche à partir des mers scandinaves reste possible. Quant à la présence et à l'expansion relativement récente de *G. aureolum* dans l'ensemble de l'Atlantique nord-est, deux catégories d'hypothèses sont envisageables :

- il s'agit bien de l'espèce «américaine» *aureolum*, que le Gulf Stream aurait transportée d'un bord à l'autre de l'océan; dans ce cas, des variations hydro-climatiques à long terme, telles que le cycle de Russell (voir par exemple CUSHING & DICKSON, 1976) ont pu favoriser son développement depuis une vingtaine d'années.

- il s'agit d'une autre espèce (ce qui expliquerait les différences dans la répartition écologique notées plus haut). Cette hypothèse est étayée par nos propres observations sur une souche originaire de Plymouth : cet isolat ressemble en tous points à l'une des deux espèces japonaises, *Gymnodinium nagasakiense* (tableau I et Fig. 12). Notons que ce Dinoflagellé ne s'est lui-même manifesté, au Japon, en tant que responsable «d'eaux colorées» qu'à partir de 1965 (TAKAYAMA & ADACHI, 1984). La présence de cette espèce à l'entrée de la Manche (et peut-être dans l'ensemble de l'aire géographique décrite Fig. 15), si elle est confirmée, pourrait résulter d'un transport de formes de résistance (kystes ?) à l'intérieur de coquillages (huîtres, moules, etc.). Un phénomène analogue a, en effet, été impliqué dans l'introduction de divers organismes marins, animaux ou végétaux,

sur les côtes d'Europe occidentale; en particulier, FARNHAM et al. (1973) soulignent la coïncidence entre l'apparition de sargasses (*Sargassum muticum* Yendo) en Manche ouest et l'importation en France de lots d'huîtres japonaises (*Crassostrea gigas* (Thunberg)) en 1966. Plus récemment, CABIOCH & MAGNE (sous presse) ont noté l'apparition sur les côtes françaises d'une autre algue, *Lomentaria hakodatensis* Yendo, décrite précédemment sur les côtes du Japon et de Californie. Parmi les espèces phytoplanctoniques, les Diatomées *Biddulphia sinensis* Grev., *Pleurosigma planctonicum* Simonsen et *Coscinodiscus wailesii* (Grunow) Gran et Angst ont également été décrites comme des espèces nouvelles en Manche ouest (BOALCH & HARBOUR, 1977; RINCÉ & PAULMIER, 1986). Dans la plupart des cas reportés, les espèces introduites ont présenté une remarquable adaptation à leur nouvel environnement, et y ont proliféré.

RÉPARTITION ET GENÈSE DES «EAUX COLORÉES» À *G. AUREOLUM*

Les zones où *G. aureolum* a été à l'origine d'eaux colorées sont signalées sur la Fig. 15, qui reprend et complète les données de TANGEN (1982b). Ce phénomène n'est en général visible que pour une concentration algale supérieure ou égale à environ 10^6 cellules par litre (HANSEN & SARMA, 1969); la couleur de l'eau varie du brun-rouge au «brun-chocolat» ou «brun-café» selon le nombre de cellules présentes (TANGEN, 1977), d'où le terme «eaux brunes» parfois attribué à ce phénomène. Notons que *G. aureolum* n'atteint des proportions «d'eaux colorées» que sur une partie de son aire de répartition. La Fig. 15 fait apparaître clairement les deux zones principales subissant des «eaux brunes»: une première zone, à l'Ouest, est constituée par les bordures est et nord de la mer Celtique, la partie est de la mer d'Irlande et la région d'Islay, au nord de l'Irlande; une seconde zone, à l'est, nettement séparée de la première, est constituée par la partie est de la mer du Nord, le Skagerrak et le Kattegat.

Ces deux aires géographiques sont hydrographiquement assez distinctes. La zone ouest est caractérisée par la présence de structures frontales très marquées en été: fronts de marée séparant les eaux originaires de l'océan Atlantique, stratifiées, des eaux de la Manche et de la mer d'Irlande mélangées (front d'Ouessant, fronts de la mer Celtique et de la mer d'Irlande, front d'Islay) et fronts côtiers, marquant la limite entre des eaux côtières souvent dessalées et les eaux océaniques (principalement le front Sud Irlande, non représenté sur la Fig. 15). Notons que des concentrations importantes de *Gyrodinium* ont également été signalées près du front de talus qui se forme à la bordure du plateau continental européen (HOLLIGAN, 1981). Toutes ces zones-limites présentent un enrichissement plus ou moins marqué en nutrilités par rapport aux zones voisines et leur stabilité est, en général, suffisante pour permettre une croissance importante du phytoplancton, et en particulier des Dinoflagellés. L'apparition estivale assez régulière de «blooms» de *G. aureolum* au voisinage du front d'Ouessant a permis de réaliser de nombreuses observations de ces phénomènes (GRALL, 1976; PINGREE et al., 1975, 1977; HOLLIGAN et al., 1983). HOLLIGAN & HAR-

BOUR (1977) et HOLLIGAN (1979), étudiant la distribution verticale de la chlorophylle *a* décomposent le processus de développement des populations de *G. aureolum* en trois stades principaux : croissance de phytoplancton au niveau de la thermocline du côté stratifié du front, formation d'un second maximum de chlorophylle *a* en subsurface composé pour majorité de *G. aureolum*, extension des cellules de *G. aureolum* à toute la colonne d'eau. Ce schéma aboutit à une forte concentration de cette espèce dans la zone frontale, parfois visualisée par la formation d'une écume blanc-brunâtre à la surface de l'eau (PINGREE et al. 1977). Lors de «blooms» de grande ampleur, une phase supplémentaire est observée dans cette évolution : extension horizontale de la nappe algale du côté stratifié du front, pouvant aboutir à une véritable invasion de cette zone par les algues; HOLLIGAN et al. (1983) ont étudié en parallèle par télédétection et en mer le «bloom» intensif survenu en 1983 à l'entrée de la Manche : 3.10^4 km² de surface océanique en étaient recouverts et la biomasse algale aurait atteint 600mg chlor. *a* m⁻². L'approvisionnement en nutrilles de populations phytoplanctoniques aussi denses pose certains problèmes que nous ne débattons pas ici (voir par exemple PINGREE et al., 1977, 1979; HOLLIGAN, 1979, 1984, 1985; HOLLIGAN et al., 1984a, 1984b).

Le développement «d'eaux brunes» en zone côtière a également été très étudié. Ici encore, la proximité de structures frontales a souvent été reconnue comme un facteur déterminant dans la genèse de ces phénomènes. Les zones les plus régulièrement touchées sont : les côtes sud et sud-est d'Irlande (OTTWAY et al., 1979; JENKINSON & CONNORS, 1980; PYBUS, 1980; RODEN et al., 1980, 1981; PARKER, 1982; PARKER et al., 1982; WILSON, 1982; RODEN, 1984), certains points de la côte écossaise proches du front d'Islay (JONES et al., 1982; GOWEN, 1984), la région Nord Galles-Essex (BALLANTINE & SMITH, 1973; AYRES et al., 1982), la côte sud de Cornouaille (BOALCH, 1979, 1983, 1984) et, sur les côtes françaises, la rade de Brest (LASSUS, 1983; ERARD, 1984) et la baie de Douarnenez (LE CORRE & BIRRIEN, 1985; BIRRIEN et al., sous presse).

La seconde zone identifiable sur la Fig. 15 présente une structure plus complexe : selon PINGREE & GRIFFITHS (1978), un front de marée séparerait les eaux de la mer du Nord des côtes nord d'Allemagne et sud-ouest du Danemark; le gradient de température entre les deux côtés du front semble néanmoins plus faible que dans le cas précédent (contour moins net sur les thermographies satellitaires), et la position de la limite frontale est assez variable (JAMES, 1981). Toute l'aire géographique située au nord de ce front se situerait dans la zone stratifiée, en particulier le Skagerrak et le Kattegat. Cependant, d'autres structures hydrographiques pourraient jouer, dans cette région, un rôle fertilisateur comparable à celui des fronts de marées : une première zone de type frontal est délimitée à l'entrée du Skagerrak entre le courant du Jutland, provenant de la mer du Nord et entrant le long des côtes du Danemark, et le flux sortant le long de la côte sud de Norvège, composé d'eau moins dense et plus froide provenant de la Baltique (PINGREE & GRIFFITHS, 1978). D'autre part, il existe un gradient horizontal de salinité marqué entre les eaux dessalées originaires de la Bal-

tique et les eaux de la mer du Nord (SVANSSON, 1975); RICHARSON & KULLENBERG (1984) suggèrent que son rôle pourrait être important dans le développement des «eaux brunes». Enfin, la circulation horizontale dans le Skagerrak, qui est de type cyclonique, crée un phénomène de divergence dans le centre du bassin; ce phénomène se caractérise par une élévation des isothermes et des isohalines, ainsi que par une remontée de nitrates et de phosphates provenant de couches d'eau plus profondes (DAHL et al., 1984). L'amplitude de ce «dôme» de divergence semble s'accroître pendant l'automne, vraisemblablement du fait d'un renforcement du courant côtier, puisque l'observation de la zone concernée par satellite révèle la présence d'une tache d'eau froide en surface, située à mi-distance des côtes du Danemark et de Norvège, et dont l'apparition, au début de l'automne, est régulière (PINGREE et al., 1982 et comm. pers.). Il est intéressant de noter que la plupart des «eaux colorées» à *G. aureolum*, décrites récemment dans le Skagerrak, sont contemporaines de l'apparition de cette structure. C'est en particulier le cas pour «l'eau brune» survenue en septembre-octobre 1981, d'une ampleur considérable, et qui a atteint la majeure partie des côtes scandinaves (DAHL et al., 1985). Un mois avant cet événement, DAHL et al. (1982) avaient découvert une population assez dense de *G. aureolum* en subsurface (20-30 mètres), au large des côtes du Danemark; ces auteurs ont conclu que la population avait été transportée sans changement par le courant du Jutland jusqu'aux côtes de Norvège, où elle s'était développée. DAHL et al. (1984) ont estimé que les précipitations et l'eau de ruissellement avaient dû apporter 6 à 15% de l'azote nécessaire au développement du «bloom», et que le reste devait provenir d'un «upwelling» côtier : c'est également ce phénomène qui avait été invoqué pour expliquer les «eaux brunes» survenues en 1966 (BRAARUD & HEIMDAL, 1970) et 1976 (TANGEN, 1977). Durant le «bloom» de 1982, LINDAHL (1983, 1985) a observé à deux reprises, dans le Gullmarfjord, l'apparition de populations de *G. aureolum*, coïncidant avec une augmentation de la salinité de surface : celle-ci était due à un apport d'eau du Skagerrak par le courant côtier; sur la base de ces résultats, cet auteur a supposé que les populations algales s'étaient d'abord développées au large, puis avaient été transportées et concentrées physiquement au niveau d'un front de salinité côtier; il estime donc, contrairement aux auteurs précédents, que le rôle des «upwellings» dans la genèse des «eaux brunes» en zone côtière serait négligeable. A noter que HICKEL et al. (1971) près de Helgoland, RODEN et al. (1981) au sud de l'Irlande, et LE CORRE & BIRRIEN (1985) dans la baie de Douarnenez, ont également remarqué que les populations de *G. aureolum* étaient liées à des masses d'eau particulières (température élevée, salinité plus forte ou plus faible que l'eau environnante, etc.).

Les processus conduisant à l'apparition «d'eaux brunes» dans les deux zones définies plus haut semblent donc assez différents. Il existe, en particulier, un décalage temporel notable dans la saison d'apparition de ces phénomènes : en général, les «eaux colorées» apparaissent de juin à août dans la zone occidentale et d'août à octobre dans la zone orientale. Ce fait peut être relié à la période de développement maximal des diverses structures hydrologiques invoquées. Cepen-

dant, un certain nombre de points semblent communs à l'ensemble des descriptions :

1) Les «eaux brunes», comme d'ailleurs l'ensemble des phénomènes de «blooms» de Dinoflagellés (RYTHER, 1955), apparaissent, le plus souvent, après une période plus ou moins longue de temps calme et chaud entraînant la présence d'une thermocline bien marquée; dans certains cas, cette situation intervient elle-même après une période de vent, ayant provoqué un mélange vertical de la colonne d'eau (DOERFFER & AMANN, 1984). Une faible turbulence semble donc un facteur déterminant dans l'apparition des «blooms»; cependant, il semble que les couches denses de *G. aureolum*, une fois constituées, soient parfois capables de subsister un certain temps dans un environnement turbulent (RODEN et al., 1981).

2) Le développement des populations de *G. aureolum* (ou d'autres Dinoflagellés) survient généralement après la floraison printanière de diverses espèces de Diatomées (HOLLIGAN & HARBOUR, 1977), donc dans un environnement appauvri en éléments minéraux. Le rôle des sources potentielles de nutrilités décrites plus haut est donc essentiel.

3) L'accroissement de la population algale par simple multiplication végétative est, en général, insuffisant pour expliquer l'augmentation souvent très rapide de la concentration cellulaire dans les zones de «bloom»; des facteurs de concentration dans les sens vertical (migration des cellules) et horizontal (courants, vents) doivent donc être envisagés (HICKEL et al., 1971; DOERFFER & AMANN, 1984).

4) L'apparition «d'eaux brunes» en zone côtière semble généralement due à un transport de populations algales qui se développent au large, au voisinage d'un front ou d'une autre discontinuité hydrologique, puis se concentrent dans un front côtier de salinité.

5) La phase de déclin puis la disparition des «eaux brunes» peuvent, dans la majorité des cas, être reliées à des changements hydrologiques et (ou) climatiques : apparition de vent, baisse de la température de l'eau, disparition de la thermocline, etc.

CONSEQUENCES ÉCOLOGIQUES ET ÉCONOMIQUES DES «EAUX BRUNES»

La majeure partie des eaux colorées à *G. aureolum* survenues en zone côtière a été associée à des mortalités d'organismes marins. La variété des espèces concernées est considérable. Parmi les invertébrés, les vers polychètes (*Arenicola marina* (L.)) seraient particulièrement sensibles (HANSEN & SARMA, 1969; BALLANTINE & SMITH, 1973; HELM et al., 1974; EVANS, 1976; TANGEN, 1977; OTTWAY et al., 1979), mais d'autres groupes zoologiques sont fréquemment victimes des «eaux brunes» : notons en particulier certaines espèces d'oursins (*Echinocardium cordatum* Pennant, *Echinus esculentus* L., *Paracentrotus*

lividus (Lamarck), etc.), plus rarement d'étoiles de mer (*Marthasterias glacialis* (L.)), de cnidaires (*Actinia equina* (L.), *Hydractinea echinata* Fleming), de crustacés (*Pagurus bernhardus* (L.), *Carcina maenas* (L.)), d'ascidies, de bryozoaires ou d'éponges, et surtout un large spectre d'espèces de mollusques bivalves (*Pecten maximus* (L.), *Mytilus edulis* L., *Ensis* spp., *Cardium* spp., *Lutraria* spp., etc.) ou gastéropodes (*Gibbula* spp., *Littorina* spp., *Patella* spp., *Nucella* spp., etc.); la sensibilité de ces organismes semble cependant varier selon les observations (O'SULLIVAN, 1978; FORSTER, 1979; GRIFFITHS et al., 1979; CROSS & SOUTHGATE, 1980; LEAHY, 1980; BLAKE & WALKER, 1981). L'incidence des «eaux brunes» sur la production de mollusques en élevage pourrait donc être importante; des mortalités de jeunes stades de pectinidés ou des déformations irréversibles chez des stades plus âgés ont en particulier été remarquées sur des élevages en rade de Brest (D. Buestel et coll., comm. pers.). Diverses espèces de poissons marins sont également sensibles; les animaux élevés en cages ou en bassin (truites, saumons, etc.) sont évidemment les premières victimes de ces phénomènes, car ils ne peuvent pas éviter ou fuir la zone dangereuse. Des mortalités parfois massives, représentant des pertes considérables pour les aquaculteurs, ont été rapportées dans les années passées, notamment en Norvège en 1966 et 1976 (TANGEN, 1977), 1981 (DAHL et al., 1982, 1985) et 1982 (TANGEN, 1983), sur la côte sud-ouest d'Irlande en 1978, 1979 et 1981 (DOYLE et al., 1984), ainsi qu'en Écosse, dans le «Firth of Clyde», en 1980 (JONES et al., 1982). Divers auteurs rapportent également la mort de poissons sauvages (morues, anguilles, etc.), survenant en général lorsque les poissons se trouvent emprisonnés dans des baies ou des fjords par une «eau brune» (HANSEN et al., 1969; JENKINSON & CONNORS, 1980; DAHL et al., 1982). La concentration cellulaire critique conduisant aux cas de mortalité cités plus haut varie selon les observations de 6 à 21. 10⁶ cellules par litre. Notons que ROBERTS et al. (1983) ont observé le décès de truites (*Salmo gairdneri* Richardson) en laboratoire à partir d'une concentration de 11.10⁶ cellules par litre; aux concentrations inférieures, les poissons présentaient une hyperactivité mais ne mouraient pas. Ces résultats semblent contredire ceux précédemment obtenus par G. Berge (cité dans TANGEN, 1977), qui n'a pas observé de mortalité de ces poissons-tests (morues, gobies et colins), même pour des concentrations de *G. aureolum* de 3.10⁷ cellules par litre. Cette différence peut s'expliquer, soit par une sensibilité particulière des truites, soit par une variabilité intraspécifique de la toxicité algale, telle que celle reportée pour *Gymnodinium breve* Davis en culture (SPIKES et al., 1968).

Les raisons invoquées pour expliquer la mortalité d'organismes en liaison avec l'apparition d'une «eau brune» sont multiples : dans certains cas, une baisse importante de la teneur de l'eau en oxygène dissous, due soit à la respiration des algues pendant la nuit, soit à une forte consommation d'oxygène par les bactéries au moment où le «bloom» s'achève, semble suffire à expliquer ce phénomène (HELM et al., 1974; TANGEN, 1977, 1979); de plus, la forte concentration de mucilages produites par les cellules de *G. aureolum* pendant un «bloom», en augmentant la viscosité de l'eau, pourrait réduire la diffusion de l'oxygène (DOYLE et al., 1984). Dans d'autres cas, la teneur en oxygène n'est

visiblement pas descendue suffisamment bas pour qu'un phénomène d'hypoxie puisse être la seule cause de mort des organismes (JONES et al., 1982; DAHL et al., 1982); aussi plusieurs auteurs ont-ils essayé de mettre en évidence une éventuelle toxicité de *G. aureolum*. Les expériences de HELM et al. (op. cit.) puis de THAIN & WATTS (1984) ont montré que la survie d'embryons de *Crassostrea gigas* était très diminuée en présence de *G. aureolum*; d'autres organismes, tels que des stades nauplii d'*Artemia salina* L. ou des *Crangon vulgaris* L. adultes semblaient, par contre, insensibles. WIDDOWS et al. (1979) ont également montré que le taux de «clearance» de moules (*Mytilus edulis* L.) était affecté, mais de façon réversible, par la présence de *G. aureolum* en concentration modérée ($6 \cdot 10^5$ cell./l). Ce Dinoflagellé serait également toxique sur des larves et des embryons de plies (TANGEN, comm. pers.). De plus, JONES et al. (1982), puis ROBERTS et al. (1983) ont montré que les cellules de *G. aureolum* provoquaient une nécrose des branchies de truites, qui n'était pas due à l'occlusion de ces organes par les algues; la paroi de l'intestin des poissons présentant les mêmes lésions, ces auteurs ont conclu à la présence d'une toxine nécrosante. Plus récemment, TURNER et al. (1984) ont montré que la production de cette substance toxique par *G. aureolum* était indépendante de l'âge de la culture, mais augmentait avec la concentration de biotine ajoutée au milieu. Cette substance, thermostable, serait sécrétée dans le milieu par l'algue, puisqu'un filtrat de culture a été trouvé également toxique; notons que ce dernier résultat diffère de ceux obtenus par THAIN & WATTS (op. cit.). Enfin, JONES et al. (op. cit.) ont pu obtenir des extraits toxiques (tests réalisés sur souris) à partir de contenus stomacaux de poissons: la toxine, qui serait du type «PSP» («Paralytic Shellfish Poisoning»), était cependant présente à une concentration très faible. Les extraits obtenus à partir de moules ne présentaient, par contre, aucune toxicité; ce résultat confirme ceux précédemment obtenus par d'autres auteurs (BRAARUD & HEIMDAL, 1970; HANSEN & SARMA, 1969; HANSEN et al., 1969; HELM et al., 1974; BOALCH, 1979; OTTWAY et al., 1979; BLANCO, 1984).

Indépendamment de ces effets néfastes, l'impact des «eaux brunes» sur l'écosystème pélagique est difficile à évaluer. Les «blooms» à *G. aureolum* sont généralement quasi monospécifiques, la proportion de toutes les autres espèces algales réunies demeurant minoritaire ou négligeable (HOLLIGAN & HARBOUR, 1977; HOLLIGAN et al., 1980; BIRRIEN et al., sous presse). Dans certains cas, cependant, le Dinoflagellé hétérotrophe *Noctiluca scintillans* (Mac Cartney) Kofoid provoque des «marées rouges» dans les mêmes zones que *G. aureolum*, dont il est l'un des principaux prédateurs; BOALCH (1984) rapporte qu'en 1981, près de Plymouth, un début de «bloom» de *G. aureolum* a ainsi été détruit «dans l'œuf»: une seule cellule de *Noctiluca* peut en effet ingérer jusqu'à une cinquantaine de cellules de *Gyrodinium* (HOLLIGAN et al., 1983). La prédation de *G. aureolum* par le zooplancton est plus difficile à quantifier. C. Gill (comm. pers.) a constaté que plusieurs espèces de copépodes présentaient un comportement de rejet vis-à-vis de ce Dinoflagellé; l'absence ou la diminution du broutage de *G. aureolum* par les copépodes, qu'elle soit due ou non à une toxicité de cette algue, pourrait être une des causes de son succès dans le milieu naturel.

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DE *GYRODINIUM AUREOLUM*

La composition pigmentaire de ce Dinoflagellé est assez particulière puisqu'il possède de la 19'-hexanoyloxyfucoxanthine comme caroténoïde majoritaire (71 % des caroténoïdes totaux), ainsi que trois caroténoïdes non identifiés (TANGEN & BJØNRLAND, 1981). La similarité des pigments de *G. aureolum* avec ceux mis en évidence chez deux autres espèces, un «*Gyrodinium* sp.-A» et *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay et Mohler, a conduit ces auteurs à imaginer une origine commune de leurs chloroplastes; cependant, KITE & DODGE (1985) ont montré que la configuration de l'ADN plastidial de *G. aureolum* et de *E. huxleyi* était tout à fait différente.

Selon RICHARDSON & KULLENBERG (1984), le seuil de saturation photosynthétique de *G. aureolum* en culture serait de $200 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, ce qui est supérieur à ce que l'on a mesuré chez la plupart des autres Dinoflagellés. De plus, cette espèce ne présenterait pas de photoinhibition aux hautes énergies lumineuses ($500 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Enfin, des cellules adaptées à une faible luminosité ($10 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) seraient capables d'abaisser leur point de compensation par rapport à des cellules cultivées en forte luminosité (150 μE); elles augmenteraient ainsi leur activité photosynthétique à bas régimes lumineux, tout en continuant à utiliser au mieux les hautes luminosités ($> 200 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). L'ensemble de ces résultats montrent que *G. aureolum* est une algue parfaitement «euryphotique».

Les travaux de PAASCHE et al. (1984) ont démontré que *G. aureolum* était capable d'assimiler les nitrates (NO_3^-) à l'obscurité, à condition que les cellules soient carencées en cet élément; chez les cellules non carencées, l'assimilation de l'azote inorganique semble couplée avec une réduction simultanée du gaz carbonique pendant la photosynthèse. Une faible intensité lumineuse serait néanmoins suffisante pour l'incorporation d'azote dans les cellules. Ce Dinoflagellé serait également capable d'incorporer l'azote ammoniacal (NH_4^+) et les phosphates à l'obscurité (TANGEN, comm. pers.). Par ailleurs, il n'existe pour l'instant aucune preuve d'une éventuelle capacité de *G. aureolum* à assimiler l'azote ou le phosphore sous forme organique, ce qui pourrait expliquer son adaptation à des milieux carencés.

Un phototactisme positif a été observé chez *G. aureolum* par BRAARUD & HEIMDAL (1970) et BALLANTINE & SMITH (1973), ainsi que chez *Spirodinium aureum* par CONRAD (1926). Parallèlement, une migration verticale des cellules de *G. aureolum* a été mise en évidence par DAHL et al. (1982), pendant le «bloom» survenu en septembre 1981 en Norvège : en effectuant des comptages réguliers sur une période de 20 heures, ils ont noté que le maximum de densité cellulaire était en surface le soir, se trouvait à 5-8 m pendant la nuit, et remontait à 0,5 m le lendemain; ces résultats confirment les observations réalisées précédemment par HICKEL et al. (1971). Plus récemment, DAHL & BROCKMANN (1985) et BROCKMANN et al. (1985) ont essayé, sans y parvenir, de reproduire expérimentalement cette migration, en cultivant des popula-

tions de *G. aureolum* dans des sacs plastiques de grande taille : ils ont effectivement pu observer une migration verticale, mais elle n'était pas corrélée avec le rythme nyctéméral.

Aucune bioluminescence n'a été mentionnée chez *G. aureolum*. Ce phénomène qui est, du reste, très rare chez les Dinoflagellés « nus », a cependant été signalé chez *Gymnodinium mikimitoi* et chez *G. flavum*, qui sont des espèces voisines (voir tableau I).

La culture de *G. aureolum* est dominée depuis quelques années (TANGEN & BJØRNLAND, 1981). Nos propres essais sur une souche provenant de Plymouth (J.C. Green, comm. pers.) nous ont permis de constater que ce Dinoflagellé pouvait être entretenu en milieu « f/2 » (GUILLARD & RYTHÉ, 1962), mais que l'ajout d'extrait de terre à ce milieu, ou l'utilisation de milieu « Erdschreiber » (GROSS, 1937), permettrait une nette augmentation du rendement des cultures. Diverses observations, menées sur ces cultures, nous ont permis d'obtenir quelques renseignements concernant le cycle de reproduction asexuée de cette espèce. La cellule « typique », plus longue que large, correspond à un stade interphasique. Elle possède un noyau allongé dont la base se situe dans le lobe postérieur gauche. Cette forme cellulaire s'accroît et s'élargit pour donner une cellule de forme subcirculaire, et plus aplatie dorso-ventralement. La division cellulaire commence par une duplication du flagelle longitudinal, après élargissement du sulcus. Les cellules biflagellées, faciles à observer dans les cultures âgées, se divisent le long du sillon longitudinal en commençant par la partie postérieure de l'hypocône. Des observations comparables ont été réalisées par SILVA (1959) sur *Gyrodinium* sp., et COATS et al. (1984) sur *G. uncatenum*. Peu après le commencement de la cytokynèse, le noyau se divise à son tour, donnant deux noyaux-fils, bien individualisés dans les deux hypocônes néoformés. L'épicône se divise ensuite obliquement, les futures cellules-filles, dont les faces ventrales se trouvent en vis-à-vis, étant décalées l'une par rapport à l'autre : la cellule-fille correspondant à l'ancien lobe postérieur droit se trouve en retrait, et est de taille plus petite que sa cellule-sœur (notons que cette asymétrie reflète celle des hypocônes de la cellule-mère). Après la division, les deux cellules-filles restent appariées pendant un moment puis se séparent. Elles possèdent alors un noyau de grande taille, occupant tout l'hypocône. Elles redonnent la forme « typique » par élongation et migration du noyau, ainsi que par accroissement du diamètre cellulaire. Nous n'avons observé, jusqu'à présent, aucune forme de sexualité dans nos cultures. Le nombre de cellules en pré-division augmente à la fin de la phase éclairée, car la division se passe principalement durant la phase obscure; les stades précédant la division sont également plus fréquents dans les cultures âgées (TANGEN, 1977) ou à la fin d'un « bloom » (BALLANTINE & SMITH, 1973) : ces derniers ont suggéré qu'un facteur (carence en nutritives ou auto-inhibiteur) devait, dans ces conditions, empêcher la fin de la division cellulaire. D'autre part, ils ont constaté que la taille moyenne des cellules décroissait au cours du temps, les cellules atteignant leur taille minimale lors du déclin de « l'eau colorée », alors que la concentration cellulaire a déjà beaucoup décliné : ce phénomène pourrait être dû à une dégénérescence des cellules. Notons qu'en culture, les populations de *G. aureolum* arrivées en phase

stationnaire de croissance sont capables de s'y maintenir pendant plusieurs mois, contrairement à d'autres espèces de Dinoflagellés (*Gymnodinium vitiligo*, par exemple). La concentration cellulaire maximale observée durant un «bloom» est de l'ordre de $70 \cdot 10^6$ cellules par litre (BRAARUD & HEIMDAL, 1970); en culture, nous avons pu obtenir des concentrations de $40 \cdot 10^6$ cell./l en milieu «Erdschreiber». Selon CHANG & CARPENTER (1985), le taux de croissance maximal des populations de *G. aureolum* serait de 0,9 par jour (soit 1,3 division / j.); cette valeur est légèrement supérieure à celle estimée par IIZUKA (1979) pour une population naturelle de «*Gymnodinium* type-65» (= *G. nagasakiense*), soit une division par jour, et est également très différente de ce que nous avons pu observer dans nos cultures (environ 0.25 div./j.).

Notons, pour conclure, que BLANCO (1984), pendant un «bloom» de *Gyrodinium* cf. *aureolum* survenu sur la côte nord-ouest espagnole, a observé de nombreux kystes : ces formes de résistance, de diamètre moyen 20 μ m, sont enveloppées d'une couche mucilagineuse; leur germination a pu être obtenue en culture. Le rôle des kystes dans l'initiation de «blooms» de Dinoflagellés est souvent invoquée, mais leur présence n'a pour l'instant pas pu être mise en évidence chez *Gyrodinium* dans les régions plus septentrionales.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout particulièrement MM. J.C. GREEN et R.P. HARRIS (M.B.A., Plymouth), pour nous avoir fourni des souches de *G. aureolum* et pour leurs conseils utiles concernant les cultures. Nous sommes très reconnaissants envers Mlle C. GILL, MM. G.T. BOALCH, A.G. DAVIES, P.M. HOLLIGAN, et R.D. PINGREE (M.B.A.), et envers MM. G.A. ROBINSON, P.C. REID et A.W.G. JOHN, de l'I.M.E.R. (Plymouth), pour les discussions fructueuses que nous avons pu échanger. Enfin, nous exprimons notre gratitude envers MM. J.D. DODGE et P. LASSUS, qui ont bien voulu réviser le manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADACHI R. et IRIE H., 1981 - II. Taxonomy of Dinophyceae. In *Red tide manual*. Taxonomical Section of Red Tide Members, Hikari Shuppan Publ., Matsusaka. 172 p. (en japonais).
- AERTEBJERG G. et BORUM J., 1984 - Exceptional phytoplankton occurrences and related events in Danish waters 1981-83. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M. / B 8* : 10 p.
- AYRES P.A., SEATON D.D. et TETT P.B., 1982 - Plankton blooms of economic importance in U.K. waters 1968-1982. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M. / L 38* : 21 p.
- BALLANTINE D., 1961 - *Gymnodinium chukwanii* n. sp. and other marine dinoflagellates collected in the vicinity of Zanzibar. *J. Protozool.* 8 (2) : 217-228.
- BALLANTINE D. et SMITH F.M., 1973 - Observations on blooms of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* Hulbert in the river Conwy and its occurrence along the North Wales coast. *Br. Phycol. J.* 11 (3) : 233-238.
- BIRRIEN J.L., LE CORRE P., et VIDEAU C. - Développement de *Gyrodinium aureolum*

- en baie de Douarnenez et en mer d'Iroise pendant l'été 1983. 4e Colloque interdisc. franco-jap., Marseille, sept. 85, 14 p., (sous presse).
- BJØRNLAND T. et TANGEN K., 1979 — Pigmentation and morphology of a marine *Gyrodinium* (Dinophyceae) with a major carotenoid different from peridinin and fucoxanthin. *J. Phycol.* 15 (4) : 457-463.
- BLAKE P.F. et WALKER A.J.M., 1981 — The effects of the 1980 bloom of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyta) on shore invertebrates in Dunmanus Bay and the recovery of populations from previous red tides. *J. Sherkin Isl.* 1 (2) : 69-74.
- BLANCO J., 1984 — A *Gyrodinium* cf. *aureolum* red tide in NW Spain. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M.* / D 13 : 2 p.
- BOALCH G.T., 1979 — The Dinoflagellate bloom on the coast of south-west England, August-September 1978. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 59 (2) : 515-517.
- BOALCH G.T., 1983 — Recent dinoflagellate blooms in the Plymouth area. *Br. Phycol. J.* 18 (2) : 200-201.
- BOALCH G.T., 1984 — Algal blooms and their effects on fishing in the English Channel. *Hydrobiologia* 116/117 : 449-452.
- BOALCH G.T. et HARBOUR D.S., 1977 — Unusual diatom off the coast of south-west England and its effects on fishing. *Nature* 269 (5630) : 687-688.
- BRAARUD T., 1957 — A red water organism from Walvis Bay (*Gymnodinium galatheanum* n. sp.). «Galathea» Rep. 1 : 137-138.
- BRAARUD T. et HEIMDAL B.R., 1970 — Brown water on the Norwegian coast in autumn 1966. *Nytt Mag. Bot.* 17 (2) : 91-97.
- BROCKMANN U.H., DAHL E. et EBERLEIN K., 1985 — Nutrient dynamics during a *Gyrodinium aureolum* bloom. In: ANDERSON D.M. et al. (Eds.), *Toxic dinoflagellates*. New York, Amsterdam, Oxford, Elsevier, pp. 239-244.
- CABIOCH J. et MAGNE F. — Première apparition du *Lomentaria hakodatensis* (Lomentariaceae, Rhodophyta) sur les côtes françaises de la Manche (Bretagne occidentale). *Cryptogamie, Algologie* (sous presse).
- CAMPBELL P.H., 1973 — *Studies on brackish water phytoplankton*. Univ. N. Carolina Chapel Hill, Sea Grant Program Publ. SG 73-07, 407 p. incl. 33 pl. (Autre diffusion : *The phytoplankton of Gales Creek with emphasis on the taxonomy and ecology of estuarine phytoflagellates*, Ph. D. Univ. N. Carolina Chapel Hill).
- CHANG J. et CARPENTER E.J., 1985 — Blooms of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* in Long Island estuary : box model analysis of bloom maintenance. *Mar. Biol.* 89 (1) : 83-93.
- COATS D.W., TYLER M.A. et ANDERSON D.M., 1984 — Sexual processes in the life cycle of *Gyrodinium uncatenum* (Dinophyceae) : a morphogenetic overview. *J. Phycol.* 20 (3) : 351-361.
- CONRAD W., 1926 — Recherches sur les Flagellates de nos eaux saumâtres. 1ère partie : Dinoflagellates. *Arch. Protistenk.* 55 (1) : 63-100.
- CONRAD W. et KUPFERATH H., 1954 — Recherches sur les eaux saumâtres des environs de Lilloo. II - Partie descriptive. Algues et protistes - Considérations écologiques. *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique* 127 : 1-346, pl. 1-14.
- CROSS T.F. et SOUTHGATE T., 1980 — Mortalities of fauna of rocky substrates in south-west Ireland associated with the occurrence of *Gyrodinium aureolum* blooms during autumn 1979. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 60 (4) : 1071-1073.
- CUSHING D.H. et DICKSON R.R., 1976 — The biological response in the sea to climatic changes. *Advances Mar. Biol.* 14 : 1-122.

- DAHL E. et BROCKMANN U.H., 1985 — The growth of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in *in situ* experimental bags. In ANDERSON D.M. et al. (Eds.), *Toxic dinoflagellates*. New York, Amsterdam, Oxford, Elsevier, pp. 233-238.
- DAHL E., DANIELSSEN D.S. et BOHLE B., 1982 — Mass occurrence of *Gyrodinium aureolum* Hulbert and fish mortality along the southern coast of Norway in September-October 1981. *Flødevigen, Rapportserie 4* : 1-15.
- DAHL E., DANIELSSEN D.S., SEMB A. et TANGEN K., 1984 — Precipitation and run off as a fertilizer to a *Gyrodinium aureolum* Hulbert bloom. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M./ B 7* : 14 p.
- DAHL E., DANIELSSEN D.S., TANGEN K. (Eds.), 1985 — Forekomster av *Gyrodinium aureolum* til og med 1981 med spesiell vekt på sør - Norske farvann, og effekter av masseforekomster - samlerapport. *Flødevigen meldinger 3* : 140 p. (en norvégien).
- DODGE J.D., 1981 — *Provisional atlas of the dinoflagellates of the British Isles*. Biol. Records Centre, Huntingdon 7, 129 p.
- DOERFFER R. et AMANN V., 1984 — The development of the horizontal distribution of a North Sea phytoplankton bloom. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M./A 4* : 16 p.
- DOYLE J., PARKER M., DUNNE T., BAIRD D. et MacARDLE J., 1984 — The impact of blooms on mariculture in Ireland. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M./ D 8* : 14 p.
- EDLER L., AERTEBJERG G. et GRANÉLI E., 1982 — Exceptional plankton blooms in the entrance of the Baltic Sea area. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M./ L 20* : 6 p.
- ERARD E., 1984 — Étude bibliographique de quelques espèces phytoplanctoniques et benthiques littorales de la Manche - Vol. I : espèces phytoplanctoniques. Contrat Cnexo - E.D.F. : 93 p.
- EVANS D., 1976 — The occurrence of *Gyrodinium aureolum* in the eastern Irish Sea, 1975. *Lancashire and Western Fisheries Joint Committee for 1975* : 3 p.
- FARNHAM W.F., FLETCHER R.L. et IRVINE L.M., 1973 — Attached *Sargassum* found in Britain. *Nature* 243 (5404) : 231-232.
- FORSTER G.R., 1979 — Mortality of the bottom fauna and fish in St Austell Bay and neighbouring areas. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 59 (2) : 517-520.
- GOWEN R.J., 1984 — Toxic phytoplankton in Scottish coastal waters. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M./ D 2* : 16 p.
- GRALL J.R., 1976 — Sur une eau colorée à *Gyrodinium aureolum* Hulbert observée en Manche. *Trav. Stat. Biol. Roscoff* 23 : 19-22.
- GRIFFITHS A.B., DENNIS R. et POTTS G.W., 1979 — Mortality associated with a phytoplankton bloom off Penzance in Mounts Bay. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 59 (2) : 520-521.
- GROSS F., 1937 — Notes on the culture of some marine plankton organisms. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 21 (3) : 753-768.
- GUILLARD R.R.L. et RYTHER J.H., 1962 — Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Denotula confervacea* (Cleve) Gran. *Can. J. Microbiol.* 8 : 229-239.
- HANSEN V.K., ALBRECHTSEN L. et FRANDSEN C., 1969 — De døde fisk og planteplanktonet i Nordsoen i 1968. *Skr. Dønm. Fisk. Havunders* 29 : 36-53 (en danois).
- HANSEN V.K. et SARMA A.H.V., 1969 — On a *Gymnodinium* red water in the eastern North Sea during autumn 1968 and accompanying fish mortality with notes on the oceanographic conditions. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M./ 21* : 10 p.
- HELM M.M., HERPER B.T., SPENCER B.E. et WALNE P.R., 1974 — Lugworms mortalities and a bloom of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in the eastern Irish Sea, autumn

1971. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 54 (4) : 857-869.
- HICKEL W., HAGMEIER E. et DREBES G., 1971 - *Gymnodinium* blooms in the Helgoland Bight (North Sea) during August, 1968. *Helgolander Wiss. Meeresuntersuch.* 22 (3-4) : 401-416.
- HOLLIGAN P.M., 1979 - Dinoflagellates blooms associated with tidal fronts around the British Isles. In TAYLOR D.L. et SELIGER H.H. (Eds.), *Toxic dinoflagellate blooms*, North Holland, New York, Amsterdam, Oxford, Elsevier, pp. 249-256.
- HOLLIGAN P.M., 1981 - Biological implications of fronts on the northwest European continental shelf. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. A* 302 (1472) : 547-562.
- HOLLIGAN P.M., 1984 - The physical environment of exceptional phytoplankton blooms in the N.E. Atlantic. *I.C.E.S. (Copenhagen)C.M. / A* 1 : 14 p.
- HOLLIGAN P.M., 1985 - Marine dinoflagellate blooms - Growth strategies and environmental exploitation. In ANDERSON D.M. et al. (Eds.), *Toxic dinoflagellates*, New York, Amsterdam, Oxford, Elsevier, pp. 133-137.
- HOLLIGAN P.M. et HARBOUR D.S., 1977 - The vertical distribution and succession of phytoplankton in the western English Channel in 1975 and 1976. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 57 (4) : 1075-1093.
- HOLLIGAN P.M., HARRIS R.P., NEWELL R.C., HARBOUR D.S., HEAD R.N., LINLEY E.A.S., LUCAS M.I., TRANTER P.R.G. et WEEKLEY C.M., 1984a - Vertical distribution and partitioning of organic carbon in mixed, frontal and stratified waters of the English Channel. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 14 (2) : 111-127.
- HOLLIGAN P.M., MADDOCK L. et DODGE J.D., 1980 - The distribution of dinoflagellates around the British Isles in July 1977 : a multivariate analysis. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 60 (4) : 851-867.
- HOLLIGAN P.M., VIOLLIER M., DUPOUY C. et AIKEN J., 1983 - Satellite studies on the distribution of chlorophyll and dinoflagellates blooms in the western English Channel. *Cont. Shelf Res.* 2 : 81-96.
- HOLLIGAN P.M., WILLIAMS P.J. le B., PURDIE D. et HARRIS R.P., 1984 b - Photosynthesis, respiration, and nitrogen supply of plankton populations in stratified, frontal and tidally mixed shelf waters. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 17 (2) : 201-213.
- HULBURT E.M., 1957 - The taxonomy of unarmored Dinophyceae of shallow embayments on Cape Cod, Massachusetts. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 112 (2) : 196-219.
- IIZUKA S., 1979 - Maximum growth rate of natural population of a *Gymnodinium* red tide. In TAYLOR D.L. et SELIGER H.H. (Eds.), *Toxic dinoflagellate blooms*, North Holland, New York, Amsterdam, Oxford, Elsevier, pp. 111-114.
- JAMES I.D., 1981 - Fronts and shelf circulation models. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. A* 302 (1472) : 597-604.
- JENKINSON I.R. et CONNORS P.P., 1980 - The occurrence of the red tide organism *Gyrodinium aureolum* Hulburt (Dinophyceae) around the south and west of Ireland in August and September 1979. *J. Sherkin Isl.* 1 (1) : 127-145.
- JONES K.J., AYRES P., BULLOCK A.M., ROBERTS R.J., TETT P., 1982 - A red tide of *Gyrodinium aureolum* in sea lochs of the Firth of Clyde and associated mortality of pond-reared salmon. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 62 (4) : 771-782.
- KITE G.C. et DODGE J.D., 1985 - Structural organization of plastid DNA in two anomalously pigmented dinoflagellates. *J. Phycol.* 21 (1) : 50-56.
- KOFOID C.A., 1931 - Report on the biological survey of Mutsu Bay. 18 - Protozoan fauna of Mutsu Bay (Dinoflagellata : Gymnodinoidae). *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Biol.* 6 (1) : 1-43.

- KOFOID C.A. et SWEZY O., 1921 - The free living unarmored Dinoflagellata. *Mem. Univ. California* 5 : 562 p., 12 pl.
- LASSUS P., 1983 - Bilan des eaux colorées observées sur le littoral français entre 1975 et 1982. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M.* / L 29 : 5 p.
- LEAHY P., 1980 - The effects of a dinoflagellate bloom in 1978 on the invertebrate fauna of the seashore in Dunmanus Bay, Co., Cork, Ireland. *J. Sherkin Isl.* 1 (1) : 119-125.
- LE CORRE P. et BIRRIEN J.L., 1985 - Conditions de formation des eaux colorées à *Gyrodinium aureolum* : cas de la baie de Douarnenez. *Contrat U.B.O. / Ifremer* 84/3178 : 61 p.
- LINDAHL O., 1983 - On the development of a *Gyrodinium aureolum* occurrence on the Swedish west coast in 1982. *Mar. Biol.* 77 (2) : 143-150.
- LINDAHL O., 1985 - Blooms of *Gyrodinium aureolum* along the Skagerrak coast - a result of the concentration of offshore populations ? In ANDERSON D.M. et al (Eds.), *Toxic dinoflagellates*. New York, Amsterdam, Oxford, Elsevier, pp. 231-232.
- MADDOCK L., BOALCH G.T., HARBOUR D.S., 1981 - Populations of phytoplankton in the western English Channel between 1964 and 1974. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 61 (3) : 565-583.
- MARSHALL H.G., 1980 - Seasonal phytoplankton composition in the lower Chesapeake Bay and Old Plantation Creek, Cape Charles, Virginia. *Estuaries* 3 (3) : 207-216.
- MORRIS S., 1937 - *Gymnodinium schaefferi* sp. n. *Arch. Protistenk.* 89 (3) : 405-406.
- ODA M., 1935 - *Gymnodinium mikinitoi* Miyake et Kominami n. sp. no akashio to ryu-sando no kokwa. *Dobutsugaku Zasshi, Zool. Soc. Jap.* 47 (555) : 35-48 (en japonais).
- O'SULLIVAN A.J., 1978 - Red tide on the south west coast of Ireland. *Mar. Pollut. Bull.* 9 : 315-316.
- OTTWAY B.M., PARKER M., McGRATH D. et CROWLEY M., 1979 - Observations of a bloom of *Gyrodinium aureolum* Hulbert on the south coast of Ireland, summer 1976, associated with mortalities of littoral and sublittoral organisms. *Irish Fish. Invest., Ser. B*, 18 : 1-9.
- PAASCHE E., BRYCESON I. et TANGEN K., 1984 - Interspecific variation in dark nitrogen uptake by dinoflagellates. *J. Phycol.* 20 (3) : 394-401.
- PARKER M., 1982 - Exceptional marine blooms and their significance for fisheries. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M.* / L 43 : 14 p.
- PARKER M., DUNNE T. et McARDLE J., 1982 - Exceptional marine blooms in Irish coastal waters. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M.* / L 44 : 10 p.
- PINGREE R.D. et GRIFFITHS D.K., 1978 - Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. *J. Geophys. Res.* 83 (C9) : 4615-4622.
- PINGREE R.D., HOLLIGAN P.M. et HEAD R.H., 1977 - Survival of dinoflagellates blooms in the western English Channel. *Nature* 265 (5591) : 266-269.
- PINGREE R.D., HOLLIGAN P.M. et MARDELL G.T., 1979 - Phytoplankton growth and cyclonic eddies. *Nature* 278 (5701) : 245-247.
- PINGREE R.D., HOLLIGAN P.M., MARDELL G.T. et HARRIS R.P., 1982 - Vertical distribution in the Skagerrak in relation to doming of the seasonal thermocline. *Cont. Shelf Res.* 1 (2) : 209-219.
- PINGREE R.D., PUGH P.R., HOLLIGAN P.M. et FORSTER G.R., 1975 - Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. *Nature* 258 (5537) : 672-677.
- PYBUS C., 1980 - Observations on a *Gyrodinium aureolum* (Dinophyta) bloom off the

- south coast of Ireland. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 60 (3) : 661-674.
- RICHARDSON K. et KULLENBERG G., 1984 — Physical and biological interactions leading to plankton blooms : a review of *Gyrodinium aureolum* blooms in Scandinavian waters. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M.* 1984/ A 2 : 11 p.
- RINCÉ Y. et PAULMIER G., 1986 — Données nouvelles sur la distribution de la diatomée marine *Coscinodiscus wailesii* Gran & Angat (Bacillariophyceae). *Phycologia* 24 (1) : 73-79.
- ROBERTS R.J., BULLOCK A.M., TURNER M., JONES K. et TETT P., 1983 — Mortalities of *Salmo gairdneri* exposed to cultures of *Gyrodinium aureolum*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 63 (4) : 741-743.
- RODEN C.M., 1984 — Why do *Gyrodinium aureolum* blooms not occur in all coastal waters? A comparison between two Irish coastal sites. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M.* A 7 : 7 p.
- RODEN C.M., LENNON H.J., MOONEY E., LEAHY P. et LART W., 1981 — Red tides, water stratification and phytoplankton species succession around Sherkin Island, south-west Ireland, in 1979. *J. Sherkin Isl.* 1 (2) : 50-68.
- RODEN C.M., RYAN T. and LENNON H.J., 1980 — Observations on the 1978 red tide in Roaring Water Bay, Co., Cork. *J. Sherkin Isl.* 1 (1) : 105-118.
- ROSA Z.M. et BUSELATO T.C., 1981 — Sobre ocorrência de floração de *Gyrodinium aureolum* Hulburt (Dinophyceae) no litoral Sul do Estado do Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia, Ser. Bot. Porto Alegre* 28 : 169-179.
- RYTHER J.H., 1955 — Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. In JOHNSON J.H. (Ed.) *The luminescence of biological systems*. Washington Amer. Assoc. Adv. Sci. : pp. 387-414.
- SILVA E.S., 1959 — Some observations on marine dinoflagellates cultures. 1 - *Prorocentrum micans* Ehr. and *Gyrodinium* sp. *Notas Estud. Inst. Biol. Mar., Lisboa* 21 : 1-15.
- SOURNIA A., 1986 — *Atlas du phytoplancton marin*. Vol. I. Editions du C.N.R.S., Paris 219 p.
- SPIKES J.J., RAY S.M., ALDRICH D.V. et NASH J.B., 1968 — Toxicity variations of *Gymnodinium breve* cultures. *Toxicon* 5 : 171-174.
- STEIDINGER K.A. et TANGEN K., 1985 — Taxonomy and systematics. In ANDERSON D.M. et al. (Eds.), *Toxic dinoflagellates*, New York, Amsterdam, Oxford, Elsevier : 534-537.
- SVANSSON A., 1975 — Physical and chemical oceanography of the Skagerrak and the Kattegat. I - Open sea conditions. *Fish. Board Sweden, Inst. Mar. Res.* 1 : 1-88.
- TAKAYAMA H., 1981 — Observations on two species of *Gymnodinium* with scanning electron microscopy. *Bull. Plankt. Soc. Jap.* 28 (2) : 121-129.
- TAKAYAMA H. and ADACHI R., 1984 — *Gymnodinium nagasakiense* sp. nov., a red-tide forming Dinophyte in the adjacent waters of Japan. *Bull. Plankt. Soc. Jap.* 31 (1) : 7-14.
- TANGEN K., 1977 — Blooms of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyceae) in north european waters, accompanied by mortality in marine organisms. *Sarsia* 63 (2) : 123-133.
- TANGEN K., 1979 — Dinoflagellate blooms in Norwegian waters. In TAYLOR D.L. et SELIGER H.H. (Eds.), *Toxic Dinoflagellate blooms*. North Holland, New York, Amsterdam, Oxford, Elsevier, pp. 179-182.
- TANGEN K., 1982a — Nytt tilfelle av fiskedød forårsaket av planktonalger. *Norsk Fisk.* 7/8 : 5-8 (en norvégien).
- TANGEN K., 1982b — Oppblomstring av Dinoflagellaten *Gyrodinium aureolum*. *Fisk. Gang* 13 : 399-403 (en norvégien).

- TANGEN K., 1983 - Forekomsten av *Gyrodinium aureolum* høsten 1982. *Norsk Fisk.* 1 : 17-19 (en norvégien).
- TANGEN K. et BJØRNLAND T., 1981 - Observations on pigments and morphology of *Gyrodinium aureolum* Hulbert, a marine dinoflagellate containing 19'-hexanoylofucoxanthin as a main carotenoid. *J. Plankt. Res.* 3 (3) : 389-401.
- TAYLOR F.J.R., 1985 - The taxonomy and relationships of red tide dinoflagellates. In ANDERSON D.M. et al. (Eds.), *Toxic dinoflagellates*, New York, Amsterdam, Oxford, Elsevier : 11-26.
- THAIN J.E. et WATTS J., 1984 - The use of a bioassay to measure changes in water quality associated with a bloom of *Gyrodinium aureolum* Hulbert. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M./ D 3* : 14 p.
- TURNER M.F., BULLOCK A.M., TETT P. et ROBERTS R.J., 1984 - Toxicity of *Gyrodinium aureolum* : some initial findings. *I.C.E.S. (Copenhagen) C.M./ D 11* : 15 p.
- WIDDOWS J., MOORE M.N., LOWE D.M. et SALKED P.N., 1979 - Some effects of a dinoflagellate bloom (*Gyrodinium aureolum*) on the mussel, *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 59 (2) : 522-524.
- WILSON K., 1982 - Observations on a non-lethal dinoflagellate bloom in Dunmanus Bay, Co., Cork. *Irish Nat. J.* 20 (9) : 383-384.